昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*，August 2007，50(8)：807 – 812　　ISSN 0454-6296

松褐天牛的交配行为

杨　洪[1,2]，王进军[2,*]，赵志模[2]，杨德敏[3]，唐志强[3]

(1. 贵州大学昆虫研究所，贵州山地农业病虫害重点实验室，贵州贵阳　550025；2. 西南大学植物保护学院，昆虫学及害虫控制工程重点实验室，重庆　400716；3. 重庆市森林病虫害防治检疫站，重庆　402100)

摘要：采用室内试验和野外观察相结合的方法，对松材线虫病的主要媒介昆虫松褐天牛 *Monochamus alternatus* Hope 的交配行为进行了研究。结果表明：松褐天牛一次完整的交配包括相遇抱对、插入输精和配后保护 3 个阶段，在交配过程中雄虫有多次插入输精现象发生。室内试验中共观察到松褐天牛的交配 123 次，松褐天牛一次完整的交配过程平均需时 63.49 min，其中输精前的抱对时间平均为 1.68 min，交配过程中每次输精插入时间平均为 57.60 s，配后保护时间为 15.18 min。松褐天牛在开始交配的 4 天内平均交配 5.15 次，不同雄性个体所获得的交配机会差异很大。松褐天牛的交配行为表现出强烈的雄性竞争现象，雄虫能根据雌虫或自身的交配经历调整交配投入，当雌虫或者雄虫是初次交配时，总输精时间和插入输精的次数显著大于与有交配经历的雌虫或雄虫交配时的输精时间和插入输精次数。田间松褐天牛的交配行为与室内观察结果基本一致。

关键词：松褐天牛；交配行为；雄性竞争

中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2007)08-0807-06

Mating behavior of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae)

YANG Hong[1,2], WANG Jin-Jun[2,*], ZHAO Zhi-Mo[2], YANG De-Min[3], TANG Zhi-Qiang[3] (1. Key Laboratory for Plant Pest Management of Mountainous Region, Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang, Guizhou 550025, China; 2. Key Laboratory of Entomology and Pest Control Engineering, College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China; 3. Chongqing Station of Forest Pest Control and Quarantine, Chongqing 402100, China)

Abstract: Mating behavior of *Monochamus alternatus* Hope, a major vector of *Bursaphelenchuh xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nickle was observed both in the laboratory and field. The results showed that a complete mating of *M*. *alternatus* involved three stages: encountering pair-bonding, ejaculation and post-copulatory guarding. There were many ejaculations in the whole mating process. Of the 123 matings observed in the experiment, the average lasting time for one copulation of *M*. *alternatus* was 66.27 min, the time for pair-bonding before ejaculation was 3.51 min with each ejaculation of 57.6 s, and the time of post copulatory guarding was 15.18 min. *M*. *alternatus* made 5.15 matings in four days after the beginning of reproductive stage, and the mating chance by different male individuals were quite different from each other. Mating behavior of *M*. *alternatus* presented drastic male competition. Males could adjust their investments of mating according to females and their own mating experience. When a female or male is virgin, total time of ejaculations is significantly longer than the one which has been mated, and the frequency of ejaculations is significantly greater. Mating behavior of *M*. *alternatus* observed in the field was basically consistent with the results observed in the laboratory.

Key words: *Monochamus alternatus*; mating behavior; male competition

---

基金项目：国家重点基础研究发展计划(2002CB111400)；教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-04-0854)；重庆市自然科学基金项目

作者简介：杨洪，男，1975 年生，博士，主要从事昆虫生态学、生物防治的研究，E-mail：agr.hyang@yahoo.com.cn

* **通讯作者** Author for correspondence, E-mail：jjwang7008@yahoo.com；wangjinjun@swu.edu.cn

收稿日期 Received：2007-02-15；**接受日期** Accepted：2007-06-15

松褐天牛 *Monochamus alternatus* Hope 不仅是重要的林业害虫，也是检疫性病害松材线虫病的主要传播媒介。松材线虫病自 1982 年首次在南京中山陵发现以来，蔓延迅速，仅浙江、江苏、安徽、广东、山东、湖北、广西、江西、重庆等省，发生面积就达 8.7×10^4 hm^2，累计枯死松树达 3.5×10^7 株，对我国森林资源、自然景观和生态环境造成了严重破坏（杨宝君等，2003），它已经被列为我国林木生产的头号检疫性有害生物。松材线虫本身扩散能力有限，松褐天牛是其主要的传播媒介，其成虫从病木中羽化之后，在补充营养取食过程中，将携带的扩散型 4 龄松材线虫通过松枝伤口传递到健康松树（徐汝梅和叶万辉，2003）。因此松褐天牛的成虫阶段不但是其种群繁衍的必备阶段，也是影响松材线虫扩散的重要阶段。

目前有关天牛成虫的行为学已有较多的研究。如贺萍和黄竞芳（1993）把光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis*（Motsoh）成虫的交配行为分为徘徊、接近、就位、舔翅（可以跳过）和交配 5 个阶段。李德家等（1999）研究认为光肩星天牛成虫 *A. glabripennis*（Motsoh）在寻找配偶的过程中，非接触性的嗅觉识别判断不起主导作用，成虫的交配行为一般是在雌虫对雄虫的视觉刺激作用下启动的，雌虫的性信息素为接触性信息素，雄虫依靠触角、下唇须和下颚须上化感器的接触感应来接收这种信号的刺激。Wang（2002），Wang 和 Chen（2005）及 Wang 和 Davis（2005）认为，在访花天牛 *Zorion guttigerum* Westwood 的交配行为中并没有使用性信息素，寄主特征在雌雄交配中扮演重要角色。多数天牛有交配后的保护行为，例如白点墨天牛 *Monochamus scutellatus*（Say）雄虫通过陪护雌虫，从而保证雌虫所产卵为自己的后代（Hughes，1981）。

松褐天牛成虫羽化后取食 1～2 年生松枝补充营养，雌虫 10 天左右达到性成熟开始寻找濒死树木或者新伐木交配产卵，成虫有多次交配习性（徐福元等，1994；张世渊和陆高，2001；张永慧等，2006；杨洪等，2006）。Okomoto（1984）通过野外观察认为，松褐天牛雌雄成虫都受幼虫寄主的吸引，雄虫在幼虫寄主上用触角寻找定位雌虫。Fauziah 等（1987）报道松褐天牛雄成虫在配偶找寻中比较被动，认为雄虫能释放出性信息素吸引雌虫前来交配，而 Kim 等（1992）通过室内生测证实雄虫释放挥发性的信息素且雌雄虫身体上存在接触性的信息素。Hanks（1999）根据天牛初孵幼虫定殖阶段的寄主不同，将天牛分为 4 类，松褐天牛归为 SH（stressed host，SH）种类（初孵幼虫主要取食濒死或新伐木皮层和韧皮部组织，成虫取食寄主 1～2 年生嫩松枝，成虫在幼虫寄主上交配产卵，SH 种类在同一寄主上一年只能发生一代）。作为 SH 种类，由于幼虫食物资源质量不可预知性和短暂性，其成虫的交配行为表现出强烈的雄性竞争现象，包括与对手格斗，配后保护等。因此，对松褐天牛成虫交配行为进行研究不仅可为有效控制松材线虫病的传播蔓延、防治松褐天牛的危害打下基础，也是对昆虫生殖行为进化研究的有益探索。

1 材料与方法

1.1 试虫来源

2005 年 3 月从重庆涪陵采回被松褐天牛 *M. alternatus* 危害的马尾松木段，放入长 120 cm，宽 60 cm，高 75 cm 的玻璃-纱网养虫笼内，成虫羽化后鉴别雌雄后立即单头放入玻璃养虫缸内用水培马尾松松枝室温下饲养备用。

1.2 室内交配试验

用胶水将白纸屑（0.5 mm × 0.5 mm）粘贴在松褐天牛成虫鞘翅上，以此标记同期羽化的松褐天牛成虫 5 对（雌雄大小一致、无畸形，羽化后单头饲养 8～10 天），置入长 120 cm，宽 60 cm，高 75 cm 的玻璃-纱网养虫笼内，以水培马尾松 1～3 年生松枝饲养，并放入长约 1 m，直径约为 10 cm 的新伐马尾松木段作为产卵诱木。3 天更换一次松枝和产卵诱木，饲养温度（25 ± 2）℃。观察记录松褐天牛配偶定位、抱对、输精及配后保护的行为及时间。每天观察 12 h（8:00－20:00），晚上 8 点熄灯后用直径 12 cm、高 26 cm 的玻璃罩分别罩住雄虫。连续观察 4 天，试验重复 4 次。

1.3 野外交配观察

2005 年 7 月初于重庆涪陵石和乡共青林场砍伐直径 5～10 cm 的马尾松，截为 2 m 左右的木段，4～5 根木段搭成三角架形，诱集松褐天牛成虫交配产卵。每天 7:00－20:00 点对木段上交配的松褐天牛进行观察，记录松褐天牛配偶定位、抱对、输精及配后保护的行为及时间。

1.4 数据分析

实验所得数据用 SPSS 11.5 进行统计分析，用 Microsoft Office Excel 2003 绘图，雌雄虫不同交配经历对交配行为的影响采用独立样本 t 检验比较。

2　结果与分析

2.1　松褐天牛的相遇行为

在室内观察到松褐天牛成虫相遇可能发生的情况如图 1 所示。

2.1.1　雌雌相遇：多数情况下两雌虫改变爬行方向相互避让，极少数情况下发生对峙、打斗，触角和足常被对手咬掉，最后弱者逃离的现象。

2.1.2　雄雄相遇：多数情况下两者都改变爬行方向相互避让，少数情况下发生打斗，触角和足常被对手咬掉，最后弱者逃离。极少数情况下一雄爬上另一雄的背上，有曲腹行为，尔后离开。

2.1.3　雄雌相遇：如雄虫无交配意向，两者互用触角轻拍对方并改变爬行方向相互避让，如雄虫有交配意向，则追逐雌虫并抱对，表现曲腹行为，雌虫有时背负雄虫爬行，如雌虫反抗，雄虫虽有明显的曲腹行为，但却不能实现交配；如雌虫不反抗，则完成交配，雄虫并抱对守护雌虫一段时间后离去。如果雄虫遇到正在产卵的雌虫，两者相互用触角拍打几下，雌虫仍然产卵不动，雄虫随即爬开或停留几秒后离去。

2.1.4　雄虫与正在交配的一对成虫相遇：此情况下，正在交配的雄虫表现较强的进攻性能用触角将新到的雄虫赶走，少数情况下新到的雄虫将正在交配的雌雄虫冲散或把雄虫赶走后与雌虫交配，有时还会出现雄虫爬到正在交配的一对成虫上面抱对并试图曲腹交配，但不能完成交配。

2.1.5　雌虫与正在交配的一对成虫相遇：此情况下雌虫避让，极少数情况下把正在交配的一对雌雄虫冲散或者雄虫丢下正在抱对交配的雌虫与后来者交配。

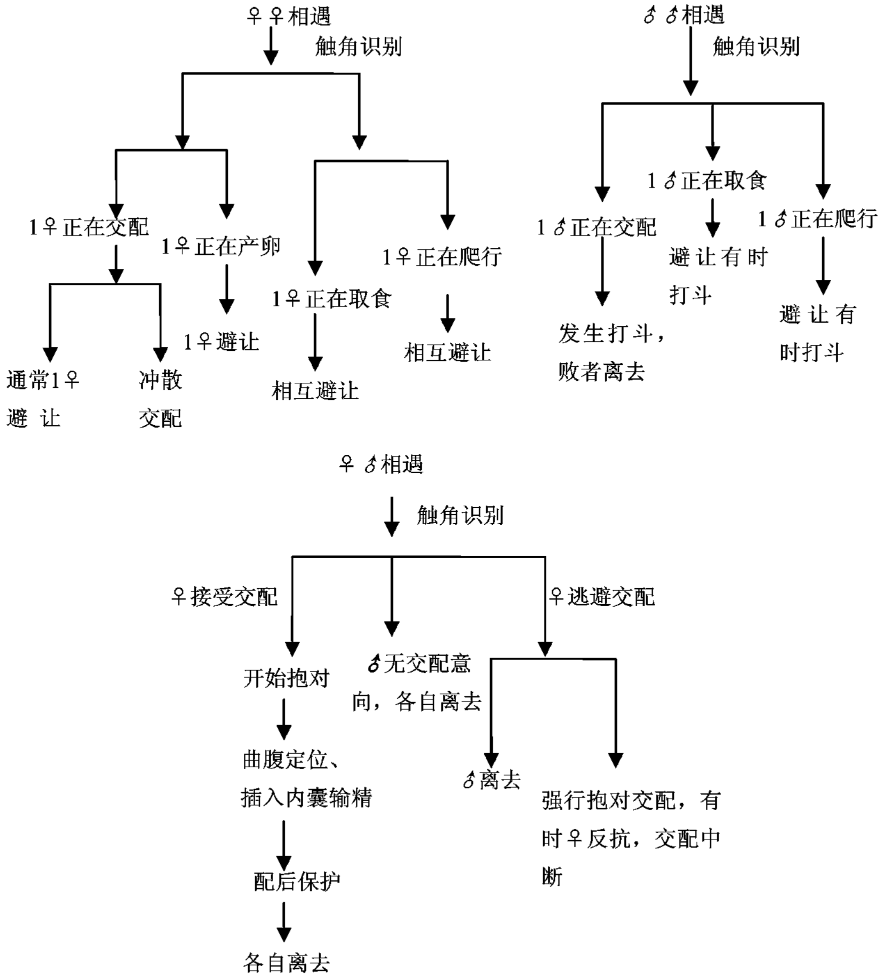

图 1　松褐天牛成虫的相遇行为

Fig. 1　Encountering behaviors of *Monochamus alternatus* adults

2.2　松褐天牛成虫的交配行为

松褐天牛一次完整的交配过程包括相遇抱对、插入输精和配后保护 3 个阶段，其中可能有多次插入输精。配后保护是松褐天牛成虫交配的必要阶

段。实验中共观察到松褐天牛的交配123次，其中成功完成交配的103次，有配后保护的99次。松褐天牛一次完整的交配过程平均需时63.49 min，其中输精前的抱对时间平均为1.68 min（表1）。在一次完整的交配过程中，雄虫先用前足抱住雌虫后胸或鞘翅基部，如雌虫逃跑或者反抗，雄虫用触角轻击雌虫触角并轻咬或舔雌虫鞘翅基部或者前胸背板，雌虫便会安静下来。松褐天牛抱对后，雄虫伸出外生殖器，内囊外翻插入雌性天牛生殖腔开始输送精液，常常有多次输精插入，每次输精插入时间平均为57.60 s（表1）。输精结束后雌虫腹部末端有透明液体流出，而随着雄虫内囊的收回，也有透明液体留在腹部末端。显微镜观察表明液体内有大量精子，有时混有线虫。

最后一次输精插入完成到雄虫离开雌虫为配后保护时间，需时约为15.18 min。松褐天牛雄虫常在输精完成后保持抱对状态并驱赶其他相遇的雄虫。有时雌虫在取食和产卵时雄虫仍然保持抱对状态。

表1 室内松褐天牛抱对交配各阶段的时间或频次

Table 1 Duration or frequency of each stage of mating behavior of *Monochamus alternatus* in the laboratory

	观察次数 Number of observations	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值±标准误 Mean ± *SE*
输精前抱对 Pair-bonding before ejaculation (min)	103	76.80	0.50	1.68±0.512
总输精时间 Total time of ejaculations (min)	103	365.87	0.74	46.63±6.890
抱对输精插入次数 Number of ejaculations	103	37	1	7.17±0.717
每次输精时间 Duration of single ejaculation (s)	693	251.00	3.00	57.60±1.363
配后保护 Post-copulatory guarding (min)	99	115.68	0.50	15.18±2.145

通过对20对松褐天牛4天内交配情况的观察发现，松褐天牛4天内每头雄虫平均交配次数为5.15次，最少的只有1次，最多的达14次，说明不同雄性个体所获得的交配机会差异很大（图2）。如果延长观察时间，雄虫平均交配次数可能还会增多。

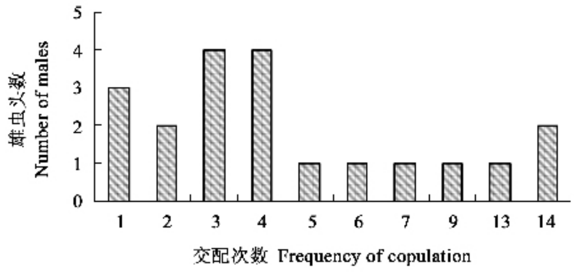

图2 松褐天牛雄虫交配次数频次分布图

Fig. 2 Copulatory frequency distribution of *Monochamus alternatus* males

松褐天牛雌虫4天内的平均交配次数为5.15次，雌虫交配次数的频次分布如图3。20头雌虫在4天内每头至少交配一次，最多为18次。雌虫交配次数在个体间差异较大。

2.3 不同交配经历对松褐天牛输精时间和配后保护时间的影响

不同交配经历对松褐天牛交配行为中求偶时间、总输精时间、输精次数、配后保护时间的影响如表2。当雌虫或者是雄虫是初次交配时，总输精时间和输精次数都显著长于再次交配时的雌虫或者雄虫的总输精时间和输精次数。

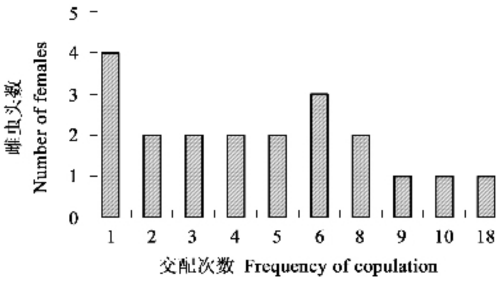

图3 松褐天牛雌虫交配次数频次分布图

Fig. 3 Copulatory frequency distribution of *Monochamus alternatus* females

2.4 松褐天牛的野外交配观察

在连续10天的观察中，共观察到有完整交配过程的松褐天牛7对。野外交配行为的观察结果与室内观察结果基本一致。新伐马尾松木段对松褐天牛雌、雄虫均有极强的吸引力。交配和产卵一般发生在夜间，因此早晨常可观察到很多新鲜的产卵孔。在马尾松木段上，松褐天牛雄虫利用触角扫动寻找雌虫，遇到雄虫相互避让，遇到到雌虫后马上进行抱对，没有明显的求偶阶段，抱对交配各阶段的时间如表3。

表 2　不同交配经历对松褐天牛交配各阶段时间的影响（平均值 ± 标准误）

Table 2　Effects of different mating experience on duration of each stage of the mating behavior of *Monochamus alternatus* in the laboratory（mean ± *SE*）

		输精前抱对（min）Pair-bonding before first ejaculation	总输精时间（min）Total time of ejaculations	配后保护（min）Post copulatory guarding	输精次数 Frequency of ejaculation
雌虫 Female	初次交配（$n=20$）First mating	0.52 ± 0.176*	81.87 ± 20.585*	18.87 ± 6.798	10.75 ± 2.120*
	再次交配（$n=69$）Mating again	1.15 ± 0.254	31.79 ± 4.756	15.22 ± 2.363	5.85 ± 0.613
雄虫 Male	初次交配（$n=20$）First mating	0.974 ± 0.336	77.11 ± 20.987*	17.77 ± 7.003	11.30 ± 2.48*
	再次交配（$n=69$）Mating again	1.15 ± 0.254	31.79 ± 4.756	15.22 ± 2.363	5.85 ± 0.613

* $P < 0.05$（*t*-test）.

表 3　野外松褐天牛抱对交配各阶段的时间

Table 3　Duration of each stage of mating behavior of *Monochamus alternatus* in the field

	观察次数 Number of observations	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值 ± 标准误 Mean ± *SE*
输精前抱对 Pair-bonding before ejaculation（min）	7	23.07	0.50	5.35 ± 3.138
总输精时间 Total time of ejaculations（min）	7	161.68	0.97	87.13 ± 23.119
输精插入次数 Frequency of ejaculations	7	32.0	1	14.71 ± 4.427
输精插入时间 Duration of single ejaculation（s）	7	124.00	5.00	47.40 ± 3.064
配后保护 Post copulatory guarding（min）	7	23.83	1.17	8.89 ± 2.895

3　讨论

在天牛交配行为的研究中，许多学者常把插入内囊输精到输精完成作为一次完整的交配过程（Hanks，1999；张永慧等，2006）。实际上交配行为是一个复杂的过程，它涉及输精过程前后的多个阶段。本研究中，作者将松褐天牛一次完整的交配行为分为相遇抱对、插入输精和配后保护 3 个阶段。新伐或濒死马尾松挥发的单萜烯物质有吸引天牛聚集交配产卵的作用（Ikeda *et al*.，1980）。松褐天牛与其他 SH 种类天牛一样，没有明显的求偶阶段，雄虫用触角寻找到雌虫后，进行识别，然后开始抱对交配（Okomoto，1984；Hanks，1999）。松褐天牛输精完毕后雌虫和雄虫的腹部常留有透明液体，镜检显示含有大量松褐天牛精子，有时混有线虫。至于这些流出的精子是才输精完毕的雄天牛的精子还是以前储存在雌虫交配囊或者受精囊内的精子，需要做更进一步的研究。

由于幼虫食物资源质量的不可预知性和短暂性，因此先到达产卵点的雌虫的后代明显比后来者的后代占优势，存活率也比后来者的后代要高。对于雌虫而言，找到优质的产卵木是生殖成功的关键，而对于雄虫而言，与雌虫成功交配才是生殖成败的关键。因此，松褐天牛雄虫的交配行为表现出激烈的性内竞争。正在交配的松褐天牛雄虫会主动用触角驱赶其他赶来试图交配的雄虫，有时会发生打斗现象。室内还观察到雄性天牛抱住正在交配的一对松褐天牛雄虫鞘翅基部试图曲腹与雌虫交配，这些都反映了雄性天牛之间为争夺雌性的性内竞争。雄性天牛交配行为中明显的配后保护现象也是雄性性内竞争的重要行为（Hanks，1999；Simmons，2001；嵇保中等，2002）。

激烈的性内竞争，导致松褐天牛雄虫获得的交配机会并不一致，这可能与个体之间日龄、营养状况和所处的环境条件有关。雌雄两性在生殖投入上存在巨大的差异，雌虫一生最多产几百粒卵而雄虫可生产成千上万个精子。因此，雄虫的配偶越多，它的后代就越多，但随着雌虫配偶的增加，雌虫由于自身卵量限制，其后代并不增加，而且在交配过程中耗费时间和精力，还存在被捕食的风险。关于雌虫多次交配的适应性意义许多学者进行了深入的研究并提出了许多假说（Arnqvist and Nilsson，2000；刘小明等，2002）。面对激烈的雄性竞争，松褐天牛雌虫必然要进行多次交配，雌虫通过多次交配能补充受精囊内精子的消耗，并能提高雌虫的产卵量和卵孵化率（杨洪等，2006）。雌虫在多次交配格局中所得到扮演的角色以及所得收益的机制需要更进一步的研究。

松褐天牛雌虫只有一个受精囊，如果雄虫获得了雌虫的初次交配权，它的精子首先进入雌虫的受精囊，在与其他雄虫随后输入的的精子竞争中占有优势。产卵木段和雌虫对于雄虫来说都是不可预测的和短暂性的资源，因此，雄虫获得第一次交配非常重要。松褐天牛雄虫根据配偶的交配经历以及自身的状况采取了不同的策略，作者以交配各阶段的时间和输精次数为松褐天牛采取不同交配策略的评价指标，而实际上评价一个交配策略是否成功，应该调查采取这一策略者所获得的后代多少。由于松褐天牛目前还没有发现代表种类遗传多样性的形态学指标，研究采取不同策略者所获得的后代的多少尚存在一定的难度。

本研究中，作者还观察到 1 次雌雌抱对和 4 次雄雄抱对的情况，这在前人的研究中亦有报道（Fauziah *et al*.，1987；Kim *et al*.，1992；张永慧等，2006）。雌雌抱对时间 7.63 min，上位雌虫多次曲腹伸出产卵器试探。4 对雄雄抱对时间平均为 12.47 min，有 3 头上位雄虫有曲腹行为。雌雌抱对和雄雄抱对发生的原因是否属于目前争议颇多动物同性恋现象，尚需进一步研究。

参考文献（References）

Arnqvist G，Nilsson T，2000. The evolution of polyandry：multiple mating and female fitness in insects. *Anim. Behav*.，60：145－164.

Fauziah BA，Hidaka T，Tabata K，1987. The reproductive behavior of *Monochamus alternatus* Hope（Coleoptera：Cerambycidae）. *Appl. Entomol. Zool*.，22：272－285.

Hanks LM，1999. Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. *Annu. Rev. Entomol*.，44：483－505.

Hughes AL，1981. Differential male mating success in the white spotted sawyer *Monochamus scutellatus*（Coleoptera：Cerambycidae）. *Ann. Entomol. Soc. Am*.，74：180－184.

He P，Huang JF，1993. Adult behavior of *Anoplophora glabripennis*. *Acta Entomol. Sinica*，36(1)：51－55. [贺萍，黄竞芳，1993. 光肩星天牛成虫的行为. 昆虫学报，36(1)：51－55]

Ikeda T，Enda N，Yamane A，Oda K，1980. Attractants for the Japanese pine sawyer，*Monochamus alternatus* Hope（Coleoptera，Cerambycidae）. *Appl. Entomol. Zool*.，15(3)：358－361.

Ji BZ，Wei Y，Huang ZY，2002. Present situation and prospects of researches on adult's behavior of longicorn beetles. *J. Nanjing Forestry Univ*.（*Natural Science Edition*），26(2)：79－83. [嵇保中，魏勇，黄振裕，2002. 天牛成虫行为研究的现状与展望. 南京林业大学学报（自然科学版），26(2)：79－83]

Kim GH，Takabayashi J，Takahashi S，Tabata K，1992. Function of pheromones in mating-behavior of the Japanese pine sawyer beetle，*Monochamus alternatus* Hope. *Appl. Entomol. Zool*.，27(4)：489－497.

Li DJ，MasahikoT，Tadacazu N，1999. Mechanism of mating action of *Anoplophora glabripennis*（Motsch.）. *J. Beijing Forestry Univ*.，21(4)：33－36. [李德家，所雅彦，中岛忠一，1999. 光肩星天牛成虫交配行为机制研究. 北京林业大学学报，21(4)：33－36]

Liu XM，Li M，Wei FW，2002. Mechanism and the evolution of female multiple mating behavior. *Acta Theriol. Sin*.，22(2)：136－143. [刘小明，李明，魏辅文，2002. 雌性动物多次交配的机制及进化. 兽类学报，22(2)：136－143]

Okamoto H，1984. Behavior of the adult of Japanese pine sawyer，*Monochamus alternatus* Hope. In：Dropkin V ed. The Resistance of Pines against Pine Wilt Disease. Washington：National Science Foundation. 82－90.

Simmons WL，2001. Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insect. Princeton University Press. 144－186.

Wang Q，2002. Sexual selection of *Zorion guttigerum* Westwood（Coleoptera：Cerambycidae：Cerambycinae）in relation to body size and color. *J. Insect Behav*.，15：675－687.

Wang Q，Chen LY，2005. Mating behavior of a flower-visiting longhorn beetle *Zorion guttigerum*（Westwood）（Coleoptera：Cerambycidae：Cerambycinae）. *Naturwissenschaften*，92：237－241.

Wang Q，Davis LK，2005. Mating behavior of *Oemona hirta*（F.）（Coleoptera：Cerambycidae：Cerambycinae）in laboratory conditions. *J. Insect Behav*.，18(2)：187－191.

Xu FY，Xi K，Yang BJ，1994. Studies on the emergence，replenishing feeding methods of adults of *Monochamus alternatus* in the area of Nanjing and its control. *Forestry Res*.，7(2)：215－219. [徐福元，席客，杨宝君，1994. 南京地区松褐天牛成虫发生、补充营养和防治. 林业科学研究，7(2)：215－219]

Xu RM，Ye WH，2003. Biological Invasion：Theory and Practice. Beijing：Science Press. 159－185. [徐汝梅，叶万辉，2003. 生物入侵-理论与实践. 北京：科学出版社. 159－185]

Yang BJ，Pan HY，Tang J，2003. Pine Wilt Disease. Beijing：China Forestry Press. 1－10. [杨宝君，潘宏阳，汤坚，2003. 松材线虫病. 北京：中国林业出版社. 1－10]

Yang H，Wang JJ，Zhao ZM，Yang DM，Zhang H，2006. Effects of multiple mating on quantitative depletion of spermatozoa，fecundity and hatchability in *Monochamus alternatus*. *Zool. Res*.，27(3)：286－290. [杨洪，王进军，赵志模，杨德敏，张宏，2006. 多次交配对松褐天牛精子数量消耗、产卵量和孵化率的影响. 动物学研究，27(3)：286－290]

Zhang SY，Lu G，2001. The mating and oviposition behavior，egg stage and hatchability of *Monochamus alternatus*. *For. Pest Dis*.，(1)：34－36. [张世渊，陆高，2001. 松褐天牛交尾产卵行为和卵期、孵化率测定. 森林病虫通讯，(1)：34－36]

Zhang YH，Hao DJ，Wang Y，Dai HG，2006. The mating and ovipositing behavior of *Monochamus alternatus*. *Chin. Bull. Entomol*.，43(1)：47－49. [张永慧，郝德君，王焱，戴华国，2006. 松墨天牛成虫交配与产卵行为的观察. 昆虫知识，43(1)：47－49]

（责任编辑：袁德成）